Zur Funktion und Bedeutung des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren

Von Evelyn Schlosser-Sturm[1]

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 24. 6. 1982

Dreizehn der achtzehn rezenten Microchiropteren-Familien sind durch ein Körperbaumerkmal gekennzeichnet, das Miller (1907) erstmalig beschrieben und „sekundäres Schultergelenk" genannt hat. Dieses Gelenk – als Parallelentwicklung unabhängig voneinander in allen vier Überfamilien entstanden – ist bisher zu wenig beachtet worden; denn schon auf Grund der mehrmaligen Entstehung kann man erwarten, daß ihm eine wichtige Bedeutung zukommt. Auffallend ist, daß alle Kleinfledermausarten, die ausgedehnt rütteln, große jahreszeitliche Wanderungen oder stundenlange Jagdflüge unternehmen, bzw. schwalbenartig schnell und geschickt fliegen, mit dem sekundären Schultergelenk ausgerüstet sind. In den fünf Familien mit herkömmlichem Gelenk, die auch in anderen Merkmalen ursprünglich sind (Weber 1928), finden sich dagegen solche Flugspezialisten nicht.

Das sekundäre Schultergelenk besteht hauptsächlich aus einer zweiten Gelenkfläche auf der Dorsalseite der Scapula, die mit dem stark vergrößerten Tuberculum majus der proximalen Humerusepiphyse artikuliert. Es handelt sich dabei um den seltenen Fall, daß ein Anlagerungsgelenk sekundär an einem Abgliederungsgelenk entstanden ist (Starck 1979). Zu seiner Funktion sagt Miller – ohne näher auf die biologische Bedeutung einzugehen –: ". . . thus giving the shoulder joint a very unusual strength, while limiting its motion strictly to a single plane."

Bei Untersuchungen zur funktionellen Morphologie dreier Microchiropteren-Arten stieß auch Vaughan (1959) auf diese Struktur, interpretierte sie jedoch ganz anders. Seiner Meinung nach schließen sich eine Bewegungseinschränkung im Schultergelenk und ein funktionierender Flügelschlag aus. Er sieht in dem Gelenk eine Sperrvorrichtung, die den Flügelaufschlag im oberen Kulminationspunkt abbremst und über die passive Vordehnung des mächtigen M. serratus ventralis den Abschlag des Flügels einleitet. Die Funktion der einzelnen Schultermuskeln und auch des Serratus deutete Vaughan jedoch ausschließlich aus deren Lage und Faserverlauf. Seine Interpretation wurde in den folgenden Jahren von mehreren Autoren übernommen.

Eigene umfangreiche, vergleichend-morphologische Untersuchungen am Schultergürtel der Mirochiropteren lassen die Richtigkeit der Vaughanschen Vorstellungen bezweifeln. Neueste elektromyographische Befunde über die Aktivitätsmuster einiger Schultermuskeln während des Fluges widersprechen den von Vaughan postulierten Verhältnissen ebenfalls (Hermanson und Altenbach 1981), so daß es an der Zeit scheint, eine neue Deutung der Funktion des sekundären Schultergelenks der Microchiropteren anzubieten:

Manipulationen an frischtotem Chiropterenmaterial und an herauspräparierten Schulterknochen bestätigten im wesentlichen die von Miller beschriebene Bewegungseinschränkung durch das sekundäre Gelenk. Diese tritt jedoch nicht bei jeder Armbewegung

[1] Diese Veröffentlichung ist Teil einer Dissertation, die am Fachbereich Biologie der Universität Hamburg angefertigt wird.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/82/4704-0253 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 47 (1982) 253–255
© 1982 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

auf. Bei *Nyctalus noctula* z. B. befindet sich nur in Abduktionsstellung des Humerus – in einem Winkel von etwas weniger als 90° zur Wirbelsäule – das Tuberculum majus in vollem Kontakt mit der dorsalen Gelenkfläche der Scapula. Gleichzeitig greift ein Zapfen oberhalb der Cavitas glenoidalis, der Processus supraglenoidalis, in eine Grube am proximalen Humerusende. In dieser Stellung ist jede Rotation um die Humeruslängsachse ausgeschlossen. Diese „starre" Gelenkverbindung wird erst bei Adduktion, nämlich dann, wenn der Humerus in einen Winkel von etwa 50° zur Körperlängsachse gebracht wird, gänzlich gelöst und läßt dann wieder die volle Beweglichkeit des Humeruskopfes um drei Achsen zu. Die Wirkung des Gelenkes kommt also nur bei bestimmten Bewegungen der Tiere, bei weitgehend abduziertem Oberarm zum Tragen und bedingt eine Einschränkung der Rotationsmöglichkeit um die Humeruslängsachse.

Die funktionelle Deutung dieser Rotationssperre ergab sich aus der sorgfältigen morphologischen Analyse des Flugapparates der Kleinfledermäuse sowie aus der Beschäftigung mit der Flugmechanik dieser Tiere.

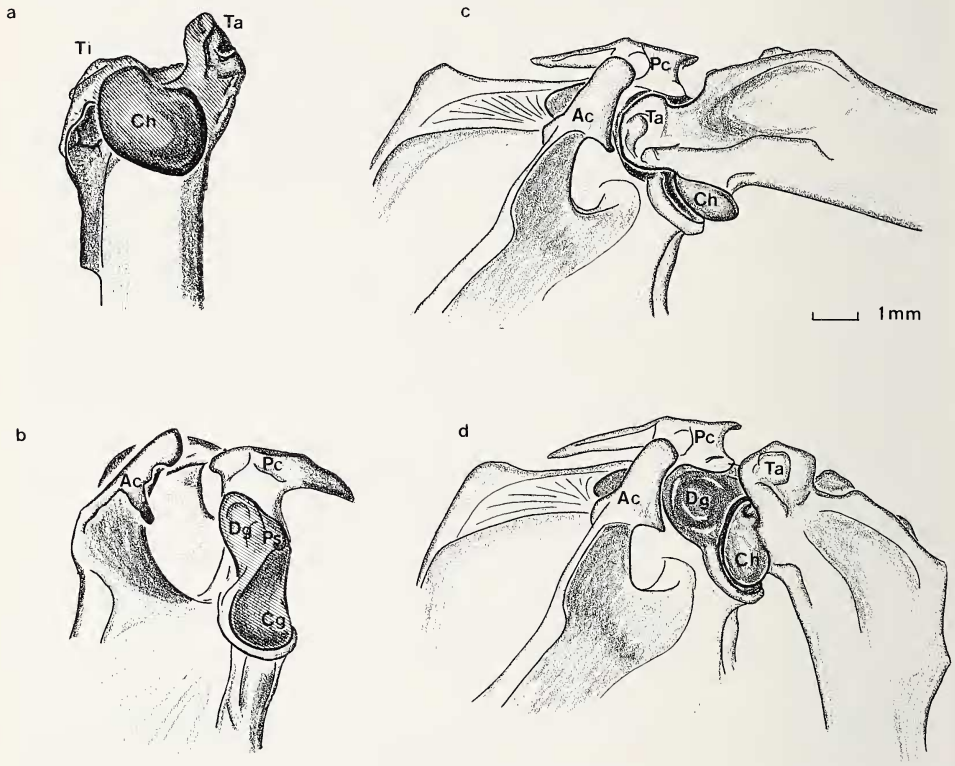

Abb. Humerus und Scapula von *Molossus ater.* a: Medialansicht der proximalen Epiphyse des rechten Humerus zur Darstellung von Caput humeri und der Gelenkfläche des Tuberculum majus; b: Laterodorsalansicht der Scapula mit Cavitas glenoidalis, dorsaler Gelenkfläche und Processus supraglenoidalis des sekundären Schultergelenks. Bei a und b knorpelbedeckte Gelenkflächen schraffiert. Rand der Schraffur = Rand der Gelenkkapsel. c: Dorsalansicht des Schultergelenks in Abduktionsstellung des Humerus. Gelenkflächen des sekundären Schultergelenks in vollem Kontakt; Einwärtsrotation nicht möglich; d: Dorsalansicht des Schultergelenks mit adduziertem Humerus. Elemente des sekundären Schultergelenks ohne Kontakt zueinander; Humerus um drei Achsen beweglich. Ac = Acromion; Cg = Cavitas glenoidalis; Ch = Caput humeri; Dg = Dorsale Gelenkfläche des sekundären Schultergelenks; Pc = Processus coracoideus; Ps = Processus supraglenoidalis des sekundären Schultergelenks; Ta = Tuberculum majus; Ti = Tuberculum minus

Der Flügelschlag der Kleinfledermäuse wurde schon 1936 von EISENTRAUT als komplexe Rotationsbewegung beschrieben: Die Schwingen werden dabei während des Abschlages ausgestreckt von oben hinten „am Körper" vorbei, kräftig nach vorn unten geschlagen (siehe auch VAUGHAN 1970; ALTENBACH 1979). Zu Beginn des Aufschlages werden Arm und Hand leicht an den Körper des Tieres herangezogen (Adduktion des Humerus, Beugung in Ellenbogen- und distalen Gelenken), dann nach oben hinten geführt und dort wieder ausgestreckt.

Nur während des Abschlages ist der Arm so stark abduziert, daß das sekundäre Gelenk zum Einsatz kommt. Ohne zusätzlichen oder zumindest mit stark reduziertem Muskelaufwand kompensiert es dabei eine Reihe von Kräften, die auf den Flügel sämtlich einwärtsrotierend wirken. Ein Drehmoment im Sinne einer solchen Einwärtsrotation wird, um nur zwei Faktoren zu nennen, durch die Kontraktion des M. pectoralis major, des wichtigsten Abschlagsmuskels, zwangsläufig ausgeübt. Gleichsinnig wirkt der Druck der Luft unter den abwärts bewegten Schwingen, die nur an ihrem vorderen Rand durch das stützende Armskelett mit dem Rumpf verbunden sind.

Eine derartige, unbeabsichtigte Einwärtsrotation hätte aber nachteilige Folgen für den Flug. Zum einen würde die volle Kontraktionskraft des M. pectoralis major nur zum Teil in Hubkraft umgewandelt, zum anderen würde die Einwärtsrotation den Anstellwinkel des Flügels verändern. Jedes Flügelprofil arbeitet aber nur bei Anströmung unter bestimmten, relativ eng begrenzten Winkeln optimal, d. h. es erzeugt möglichst viel Auftrieb bei möglichst geringem Luftwiderstand. Jede unkontrollierte Verschwenkung des Profils in der Luftströmung ist also zu vermeiden, da sonst die aufgewendete Muskelkraft nicht effektiv in Flugleistung umgesetzt werden kann.

Das sekundäre Schultergelenk der Microchiropteren stellt somit eine Zwangsführung dar, die in der kraftkostenden, auftrieberzeugenden Abschlagsphase des Fluges (NORBERG 1976) eine ungünstige Bewegung des Oberarmes unterdrückt, die optimale Übertragung der Muskelkraft auf den Arm gewährleistet und gleichzeitig eine vorübergehend mechanische Festigung der Nahtstelle Arm/Rumpf im Sinne einer Steifigkeit des Flügels bewirkt. Durch seine besondere Konstruktion bleibt jedoch die volle Drehbarkeit des Humerus um drei Achsen grundsätzlich erhalten, so daß die Kleinfledermäuse beim Laufen, Klettern etc. durch dieses Gelenk nicht behindert werden.

Literatur

ALTENBACH, J. S. (1979): Locomotor Morphology of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. **6**, 1–137.

EISENTRAUT, M. (1936): Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Z. wiss. Zool. **148**, 159–188.

HERMANSON, J W.; ALTENBACH, J. S. (1981): Functional Anatomy of the Primary Downstroke Muscles in the Pallid Bat, *Antrozous pallidus*. J. Mammalogy **62**, 795–800.

MILLER, G. S. (1907): The families and genera of bats. US. Nat. Mus. Bull. **57**.

NORBERG, U. M. (1976): Aerodynamics, kinematics and energetics of horizontal flapping flight in the long-eared bat *Plecotus auritus*. J. exp. Biol. **65**, 179–212.

STARCK, D. (1979): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Bd. 2: Das Skelettsystem. Berlin, Heidelberg: Springer.

VAUGHAN, T. A. (1959): Functional morphology of three bats: *Eumops, Myotis, Macrotus*. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kan. **12**, 1–153.

– (1970): Flight patterns and aerodynamics. In: Biology of Bats Vol. I. Ed.-by W. A. WIMSATT. London, New York: Academic Press.

WEBER, M. (1928): Die Säugetiere. Bd. II. Jena: Gustav Fischer.

Anschrift der Verfasserin: EVELYN SCHLOSSER-STURM, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13